# Über den Bau und die Öffnungsweise der Antheren

und

# die Entwicklung der Samen der Erikaceen.

---

Inauguraldissertation

zur

Erlangung der Doktorwürde

der

**hohen philosophischen Fakultät,** II. Sektion

der

Kgl. Bayer. Ludwig-Maximilians-Universität zu München

vorgelegt von

**Albert Artopoeus.**

---

Zur Zensur eingereicht am 29. April 1903.

Sonderabdruck aus „Flora oder Allgem. Botan. Zeitung“ 1903, 92. Bd., Heft III

München.
Druck von Val. Höfling, Lämmerstrafse 1
1903.

# Über den Bau und die Öffnungsweise der Antheren

und

# die Entwicklung der Samen der Erikaceen.

---

Inauguraldissertation

zur

Erlangung der Doktorwürde

der

**hohen philosophischen Fakultät,** II. Sektion

der

Kgl. Bayer. Ludwig-Maximilians-Universität zu München

vorgelegt von

**Albert Artopoeus.**

---

Zur Zensur eingereicht am 29. April 1903.

---

Sonderabdruck aus „Flora oder Allgem. Botan. Zeitung“ 1903, 92. Bd., Heft III.

---

München.
Druck von Val. Höfling, Lämmerstrafse 1
1903.

Digitized by the Internet Archive
in 2026

https://archive.org/details/IA41552320_0081

Dafs in der Familie der Erikaceen im weitesten Sinne den Antheren, die den Pollen durch rundliche Poren oder kurze Spalten entlassen, ein Endothecium zur Bewirkung der Dehiscenz vollständig fehlt, ist zuerst von Chatin durch Untersuchungen an Pirola, Monotropa, Rhododendron, Rhodothamnus, Kalmia, Vaccinium, Macleania, Erica und Epacris nachgewiesen worden. Auf welch anderem Wege aber diese Öffnungen zustande kommen, darüber hat er keine Erklärung gegeben. Von späteren Untersuchungen über den Öffnungsmechanismus der Erikaceenantheren, die nach Erscheinen von Chatins Werk „de l'anthère" ausgeführt worden sind, sind mir folgende bekannt geworden. Abgesehen von einer in Goebels „Grundzügen der Systematik und speziellen Pflanzenmorphologie" ohne nähere Angabe zitierten Bemerkung Hofmeisters, die sich möglicherweise auf die Erikaceen bezieht, dafs sich nämlich zuweilen jede Antherenhälfte am Scheitel durch einen Porus öffnet, der einfach durch Zerstörung einer kleinen Gewebepartie an dieser Stelle entsteht, ist von Leclerc du Sablon für Erica cinerea und die Arten der Gattungen Azalea und Rhododendron angegeben worden, dafs Resorption entsprechend vorgebildeter Gewebestellen die Ursache der Antherenöffnung sei. Der Bau der Anthere von Rhododendron ponticum ist ferner in Strasburgers botanischem Praktikum (II. Aufl.) beschrieben und ihre Öffnung durch Schrumpfung einer bestimmten Gewebepartie erklärt. Endlich ist eine Bemerkung Goebels über Erica carnea L. zu erwähnen; darnach wäre auch für diese Pflanze Schrumpfung des an der Stelle des späteren Porus kleinzelligen Gewebes die Ursache der Öffnung der Anthere.

Bei Anführung dieser Untersuchung (Goebel, „Organographie der Pflanzen" pag. 782) ist auf die Notwendigkeit einer Nachuntersuchung der Antheren der Erikaceen hingewiesen. Denn wenn auch durch die allerdings spärlichen Angaben immerhin die Vermutung nahegelegt war, es möchte in dem ganzen, auch sonst so einheitlichen Verwandtschaftskreis der Erikaceen das Ausstäuben der Antheren stets durch Auflösung einer an bestimmter Stelle vorgebildeten Ge-

webepartie ermöglicht werden, so konnte eine Sicherstellung dieser Hypothese doch nur durch ergänzende Untersuchung möglichst vieler Erikaceengattungen in zahlreichen Vertretern geschehen.

Einen Versuch in dieser Richtung zugleich mit Berücksichtigung des Antherenbaues bei den Erikaceen im allgemeinen stellt der erste Teil der nachfolgenden Arbeit dar, während ein zweiter Abschnitt die Samenentwicklung in derselben Familie kurz behandeln soll.

Die Arbeit ist auf Veranlassung und unter Leitung des Herrn Professor Goebel ausgeführt worden; ich möchte gleich hier Gelegenheit nehmen, meinem hochverehrten Lehrer und bisherigen Chef für die gütige Unterweisung und Unterstützung, die er mir bei der Durchführung der Untersuchung zuteil werden liefs, verbindlichst zu danken.

Das Material zu meinen Untersuchungen lieferte mir einmal die einheimische Flora, dann die reiche Erikaceenkollektion des Münchener Kgl. botanischen Gartens; aufserdem verdanke ich der Zuvorkommenheit der Verwaltungen der botanischen Gärten zu Dresden und La Mortola mehrere Zusendungen wertvollen Materiales. Für die Erlaubnis, Material aus dem Herbarium des Kgl. botanischen Museum zu meinen Untersuchungen heranziehen zu dürfen, bin ich Herrn Professor Dr. Radlkofer zu ergebenstem Danke verpflichtet.

So war ich in den Stand gesetzt, aus der Familie der Erikaceen Vertreter namentlich folgender Gattungen eingehender zu untersuchen: Ledum, Rhododendron, Loiseleuria, Rhodothamnus, Kalmia, Phyllodoce, Andromeda, Lyonia, Arbutus, Vaccinium, Macleania, Calluna, Erica, Bruckenthalia; zur Erzielung einer gewissen Vollständigkeit wurden noch die Clethraceae mit der Gattung Clethra, von den Pirolaceen die Gattungen Pirola und Monotropa, endlich von den Epacridaceen die Gattungen Epacris und Styphelia hinzugenommen. In der Gattungsbegrenzung und Artbezeichnung habe ich mich nach Drudes Bearbeitung dieser vier Familien in Engler-Prantl, „Die natürlichen Pflanzenfamilien", gerichtet.

Die Antheren der Erikaceen sind nicht nur durch die Art ihrer Dehiscenz, sondern auch in ihrem Habitus und Aufbau von dem typischen stark abweichend. Dabei ist innerhalb der Familie selbst wieder die Mannigfaltigkeit der Formen grofs, indem gröfsere und kleinere Gruppen von Gattungen Antheren einer besonderen Gestalt besitzen.

Ihren äufseren Formverhältnissen nach am wenigsten kompliziert sind die Antheren, die für den Verwandtschaftskreis von Rhododen-

dron charakteristisch sind. Die beiden Pollenfächer einer Antherenhälfte treten äufserlich nicht sehr stark hervor und sind am Scheitel durch ein gemeinsames rundes Loch eröffnet (Fig. 1, 2). Das Filament setzt am Rücken der Anthere an, ein wenig über der Mitte; es ist schon unterhalb der eigentlichen Ansatzstelle ein kurzes Stück mit der Anthere verwachsen. Die Antheren von Ledum sind ganz ähnlich.

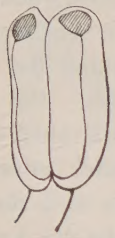

Fig. 1.

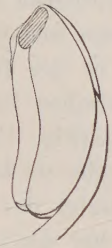

Fig. 2.

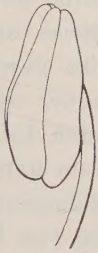

Fig. 3.

Fig. 4.

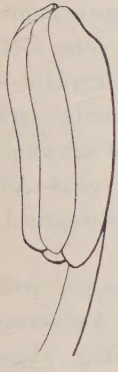

Fig. 5.

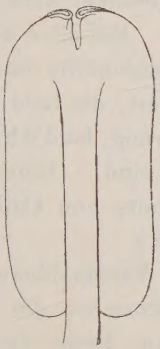

Fig. 6.

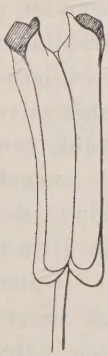

Fig. 7.

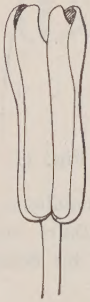

Fig. 8.

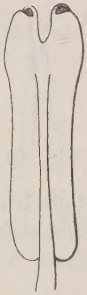

Fig. 9.

Fig. 1 und 2: Rhododendron ferrugineum, Anthere von vorn und von hinten.
Fig. 3 und 4: Kalmia latifolia, Anthere geschlossen und geöffnet.
Fig. 5 und 6: Rhodothamnus Chamaecistus, Anthere von der Seite und von hinten.
Fig. 7, 8 und 9: Phyllodoce taxifolia, Anthere geöffnet von vorn, halbgeöffnet von vorn und von hinten.

Eine in den Antheren von Rhododendron und Ledum eben angedeutete Trennung der beiden Hälften nach oben hin tritt sehr viel stärker hervor an den Antheren der Gattungen Kalmia, Rhodothamnus und Phyllodoce aus der Untergruppe der Phyllodoceae, unter denen aufserdem diejenigen von Rhodothamnus Chamaecistus Rchb. und Phyllodoce durch leicht an der Spitze nach hinten umgebogene Hälften ausgezeichnet sind (Fig. 3—9). Ein wenig abseits steht die zu der-

selben Untergruppe gehörige Loiseleuria procumbens Desv., einmal durch die spaltförmige Dehiscenz in der ganzen Länge der Anthere und dann durch die weitgehende Isolierung beider Antherenhälften, die nur in der Gegend des Filamentansatzes miteinander vereinigt sind (Fig. 10, 11).

Ebenfalls rundliche Öffnungen, wenn auch von gröfserer Ausdehnung als Rhododendron an den Antheren sie aufweist, finden sich zur Pollenentleerung etwas unter dem Scheitel jeder Antherenhälfte und stark nach der Seite gewendet in der Hauptgruppe der Ericoideae, der letzten nach der systematischen Reihenfolge. Bei den zu dieser Gruppe gehörenden Ericaarten (Fig. 12) hängen aber die Antherenhälften nur in ihrem unteren Teile ein kurzes Stück miteinander zusammen, indem das Filament, das unter der Anthere nach rückwärts ausbiegt, gewissermafsen von hinten her dann zwischen die Antherenhälften hineingewachsen ist und sie so zusammenhält. Die übrigen Gattungen weisen, soweit ich sie untersucht habe, entsprechende Verhältnisse auf. Bei allen zeigen sehr viele Arten jede Antherenhälfte nach rückwärts in Anhänge verlängert, die bald spornartig, bald schaufelgeweihförmig, bald kurz und schwächlich ausgebildet sind. (Eine sehr gute Abbildung der Anthere von Calluna vulgaris L. gibt Drude l. c.)

Fig. 10.

Fig. 11.

Loiseleuria procumbens, halbgeöffnete Anthere von hinten und von der Seite.

Unter den Vaccinoideae dagegen trifft man einerseits Formen, die jede Antherenhälfte röhrenartig ausgezogen zeigen; am Ende der schräg abgeschnittenen Röhren liegt die freie Aufsenöffnung. Als Beispiel sei die Gattung Vaccinium angeführt. Die andere Ausbildungsform der Antheren in dieser Gruppe repräsentieren die von Macleania, bei der jeder Anthere eine einzige häutige vorn in ihrer ganzen Breite weit herab geöffnete Röhre aufgesetzt ist (Fig. 13, 14, 15).

Die Gruppen Andromedeae und Gaultherieae der Unterfamilie der Arbutoideae, die der systematischen Reihenfolge nach zwischen den Rhododendroideae und Vaccinoideae steht, zeigen in der Ausbildung ihrer Antheren wechselnde Verhältnisse und zwar einerseits Ähnlichkeit mit den Antheren der Rhododendroideae, anderseits Hinneigung zum Antherenbau der Vaccinoideae, je nachdem die Öffnungen unmittelbar am oberen Ende der Pollensäcke liegen, wie z. B. bei Andromeda polifolia L. (Fig. 16—18), oder längere oder kürzere Aus-

schütteröhren jeder Antherenhälfte aufgesetzt sind. Die Mannigfaltigkeit der Antherenformen namentlich letzterer Art wird aufser durch

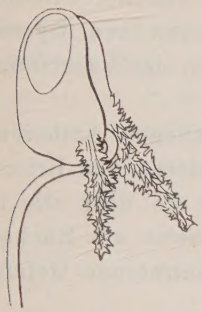

Fig. 12.

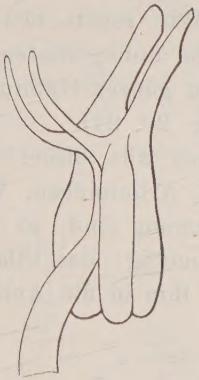

Fig. 13.

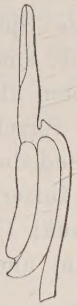

Fig. 14.

Fig. 15.

Fig. 16.

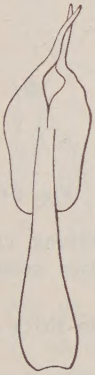

Fig. 17.

Fig. 18.

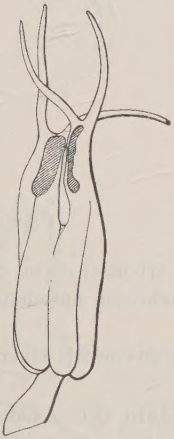

Fig. 19.

Fig. 20.

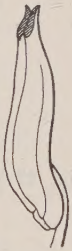

Fig. 21.

Fig. 12: Anthere von Erica aggregata.
Fig. 13: Anthere von Vaccinium Myrtillus, schräg von hinten.
Fig. 14 und 15: Macleania punctata, Anthere von der Seite und von vorn.
Fig. 16, 17 und 18: Andromeda polifolia, Anthere von vorn, von hinten und von der Seite.
Fig. 19: Anthere von Andromeda speciosa von vorn.
Fig. 20 und 21: Anthere von Lyonia calyculata von hinten und von der Seite.

die wechselnde Länge der Röhren vor allem durch die Vielgestaltigkeit der selten fehlenden Grannen erhöht. Während Andromeda polifolia über der Öffnung auf jeder Antherenhälfte nur eine Granne

trägt, zeigt Andromeda speciosa Michx. auf jeder Ausschüttröhre zwei lange, rechts und links von der Öffnung emporstrebende Grannen (Fig. 19); viele Arten der Gattungen Pernettya und Leucothoë besitzen dagegen an jeder Antherenhälfte rechts und links von der Öffnung nur zwei kurze Spitzen. Die unbegrannten Antheren von Lyonia calyculata Rchb. sind in ihrem ganzen Habitus denen der Vaccinium-arten am meisten ähnlich (Fig. 20, 21).

So sehr verschieden auch alle bisher besprochenen Antherenformen der Rhododendroideae, Arbutoideae, Vaccinoideae und Ericoideae in ihrer äufseren Erscheinung sind, so zeigen sie doch alle in dem einen Punkt Übereinstimmung: das Filament setzt am Rücken der Anthere an, und das aus ihm in die Anthere eintretende Gefäfs-

Fig. 22.

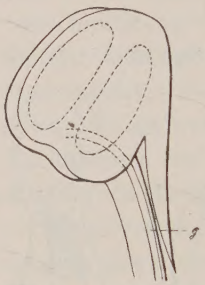


Fig. 23.

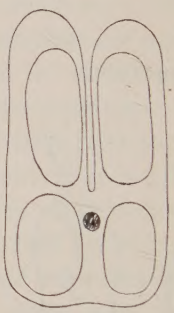

Fig. 24.

Fig. 22 und 23: Erica arborea, zwei Stadien der Entwickelung einer Anthere; Fig. 23 aus mehreren aufeinanderfolgenden Schnitten kombiniert; $G$ = Gefäfsbündel.

Fig. 24: Längsschnitt (transversal) einer jungen Anthere von Erica arborea.

bündel verläuft in dem die Antherenhälften verbindenden Teile umbiegend gegen das untere Ende der Anthere hin.

Wie diese Abweichung von dem normalen Bau einer Anthere zustande kommt, ergibt sich aus der Entwickelungsgeschichte dieser Antheren. Verfolgt man die Entstehung einer Anthere bei einer Ericaart, z. B. bei Erica arborea L. (Fig. 22—24), so sieht man schon sehr früh die Anthere sich einkrümmen, so dafs die eigentliche Oberseite kaum zur Entwickelung kommt. Um so mehr wird die Unterseite der Antherenanlage im Wachstum gefördert, allerdings nicht in ihrer ganzen Ausdehnung gleich stark. Indem in der Mitte ein schmaler Streifen im Wachstum zurückbleibt, wachsen die seitlichen Teile zu zwei durch einen tiefen Spalt getrennten Auswüchsen aus, und zugleich mit ihnen werden so die ursprünglich rundlichen An-

lagen der Pollenfächer zu den langgestreckten Pollensäcken der fertigen Anthere. Unterhalb vom Scheitel dieser Neubildungen entstehen dann nach der Seite gewendet die Öffnungen, auf ihrem Rücken die Hörner. Die Entwickelung einer Anthere von Vaccinium Vitis Idaea, die ich vergleichsweise untersucht habe, unterscheidet sich von dem eben für Erica arborea geschilderten Verhalten nur dadurch, dafs zunächst die Antherenanlage nach der Einkrümmung auf der ganzen Unterseite nach oben auswächst und erst zuletzt jede Antherenhälfte

Fig. 25.

Fig. 26.

Fig. 27.

Fig. 28.

Fig. 29.

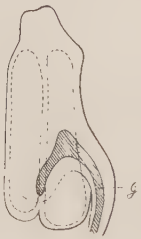


Fig. 30.

Fig. 31.

Fig. 25, 26, 27, 28, 29, 30: Verschiedene Stadien der Entwickelung einer Anthere von Vaccinium, u. zw. von Vacc. Vitis Idaea (Fig. 25, 26, 27, 28, 29) und von Vacc. Myrtillus (Fig. 30). *G* = Gefäfsbündel. Fig. 28, 29, 30 aus mehreren aufeinanderfolgenden Schnitten kombiniert.

Fig. 31: Längsschnitt (transversal) einer jungen Anthere von Vaccinium Myrtillus. *G* = Gefäfsbündel.

noch für sich nach oben sich verlängert (Fig. 25—31). Daher reicht, wie transversal geführte Längsschnitte zeigen, die Verwachsung beider Antherenhälften bei Vaccinium Vitis Idaea viel weiter hinauf als bei Erica arborea. Aus dem zunächst noch meristematischen Scheitel jeder Antherenhälfte entwickeln sich dann ziemlich spät erst die Ausschütteröhren; etwas unterhalb von ihrer Basis entstehen am Rücken zuletzt die Hörner. Es entspricht also sowohl bei Erica arborea wie bei Vaccinium Vitis Idaea und, da man die Antherenformen, wie sie

diese beiden Arten repräsentieren, als die Typen betrachten kann, auf die sich alle andern zurückführen lassen, auch bei allen bisher erwähnten Erikaceenantheren dem Konnektiv einer nach dem gewöhnlichen Typus gebauten Anthere das von dem umgebogenen Gefäfs-

Fig. 32.

Fig. 33.

Fig. 34.

Fig. 35.

Fig. 36.

Fig. 37.

Fig. 38.

Fig. 39.

Fig. 32 und 33: Anthere von Arbutus Unedo in Knospenlage und umgekippt; die starke Behaarung des Filaments nicht gezeichnet.
Fig. 34: Anthere von Pirola minor.
Fig. 35: Anthere von Pirola secunda in Knospenlage.
Fig. 36: Anthere von Pirola rotundifolia.
Fig. 37 und 38: Anthere von Pirola uniflora in Knospenlage und umgekippt.
Fig. 39: Anthere von Clethra arborea, aus geöffneter Blüte.

bündel durchzogene Gewebe zwischen den Antherenhälften; sein unteres Ende ist die eigentliche Spitze der Anthere.

Die Untergruppe der Arbuteae aus der Unterfamilie der Arbutoideae weicht allein unter allen Erikaceen in Bezug auf den Filament-

ansatz von dem für die übrigen geschilderten Verhalten ab: in den Gattungen Arbutus, Arctostaphylos und Arctous sind die Antheren kippend an den Filamenten befestigt. In Knospen sind sie aufgerichtet und zeigen die Öffnungsstellen an der Aufsenseite unten; die durch eine kurze Verlängerung des Konnektivs markierte Spitze der Anthere ist nach oben gekehrt, zugleich ist das Filament stark nach innen eingekrümmt. Beim Aufblühen wird diese Krümmung ausgeglichen, die Anthere kippt um und bringt so die Öffnungen und die stets vorhandenen hornartigen Anhänge in die richtige Lage (Fig. 32, 33).

Analoge Verhältnisse weisen die Antheren in den Gattungen Pirola und Clethra auf; auch bei diesen werden sie beim Aufblühen umgekippt. Der die freie Aufsenöffnung enthaltende Teil jeder Antherenhälfte ragt als Verlängerung über den Filamentansatz hinaus, bei den Gattungen der Arbuteae nur wenig, bei der Gattung Pirola der eigentümlichen Bildung der Öffnungen entsprechend sehr viel mehr. Besonders stark aber ist dies bei Clethra der Fall, wo nur in der oberen Hälfte ein Konnektiv die Antherenhälften verbindet, so dafs nach dem Umkippen das Filament in der Mitte der Anthere am Rücken anzusetzen scheint und die Antherenhälften von hier an frei nach oben spreizen (Fig. 34—39).

Auch die durch Zweifächerigkeit ausgezeichneten Antheren der Epakridaceengattungen Epacris und Styphelia sind nach unten hängend an ihren Filamenten befestigt und kehren so die Unterseite, längs deren Mittellinie sie sich ihrer ganzen Länge nach durch einen Spalt öffnen, nach der Mitte der Blüte.

Die Entwickelungsgeschichte der Antheren, wie sie bei Arbutus, Pirola und Clethra vorkommen, ist einfacher als die für die Antheren von Erica und Vaccinium oben geschilderte. Die Antheren werden von vornherein in aufrechter Stellung angelegt, die sie beibehalten, bis die Blüte sich öffnet. Durch stärkeres Wachstum der Unterseite nach unten entstehen auch an ihnen die Teile, in denen die Öffnungen sich bilden und die Hörner der Arbuteae sich anlegen. Besonders auffallend ist dieses „hypopeltate“ Auswachsen der Antheren bei Clethra.

Vergleicht man die Entwickelungsgeschichte der Antheren der Gruppe von Arbutus, Pirola und Clethra mit der der Antheren von Erica, Vaccinium u. s. w., so besteht der einzige Unterschied darin, dafs bei den zuerst genannten die Antheren kurz vor der Entleerung umkippen, während bei der zweiten Gruppe die Einkrümmung auf ein früheres Stadium verlegt erscheint; die Teile der Antheren aber, an denen die Öffnungen und Anhänge entstehen, kommen in beiden

Fällen durch Auswachsen der Antheren an der Unterseite zustande. Da also der Ort der Neubildungen im Grunde genommen in allen Fällen genau derselbe ist, lassen sich alle Erikaceenantheren auf ein Schema etwa der Art zurückführen, dafs an einer ihre Spitze vorn abwärts krümmenden Anthere am Scheitel der emporgewölbten Unterseite die Öffnungen, an deren Rücken die hornartigen Anhängsel sich befinden.

Aufser der Dehiscenz sind es die so häufig an den Erikaceenantheren ausgebildeten Hörner und Grannen, die deren äufsere Erscheinung zu einer auffälligen machen; hat doch ihr häufiges Vorkommen dem ganzen Verwandtschaftskreis der Erikaceen den Namen „Bicornes" verschafft. In der Mehrzahl der Fälle sind sie in den Unterfamilien der Arbutoideae, Vaccinoideae und Ericoideae an den Antheren vorhanden, während sie in der Unterfamilie der Rhododendroideae völlig fehlen. Ihr Auftreten steht augenscheinlich damit im Zusammenhang, dafs die Antheren der Erikaceen, vor allem der drei genannten Unterfamilien, darauf eingerichtet sind, dafs die Insekten, die die Bestäubung vollziehen, den Pollen an den Antheren nicht abstreifen, sondern bei dem Versuche des Eindringens in die Blüte, um zu dem meist reichlich gebildeten Honig zu gelangen, an die Antheren stofsen und so durch Schütteln derselben ihren Körper mit Pollen beladen. Dieses Prinzip der Pollenentleerung prägt sich aus in der Form und Lage der Antherenöffnungen, sowie auch in der Beschaffenheit des Pollens, der leicht, glatt und locker zuweilen auch bei hängender Lage der Blüten von selbst auf die Narbe herabfällt und diese bestäubt und auch, wie dies für einige Arten, z. B. Erica carnea, angegeben wird, Bestäubung durch den Wind ermöglicht. (Nur bei einigen Formen der Gruppe der Rhododendroideae sind die Pollentetraden durch Viscinfäden verbunden.) Die Hörner und Grannen werden in der blütenbiologischen Literatur als „Schüttelvorrichtungen" bezeichnet; ihr Vorkommen scheint abhängig von der Gestalt der Blüten, doch läfst sich eine streng giltige Regel nicht aufstellen. Meist vorhanden sind die Hörner in den krugförmigen Blüten und reichen dann oft, wie z. B. bei Erica aggregata, arborea, gracilis, Vaccinium Myrtillus und uliginosum u. a., von dem Rücken der um den Griffel dicht und regelmäfsig gestellten Antheren bis an die Blumenkronwand, so dafs die Antheren, wo auch ein Insekt einzudringen versucht, angestofsen werden müssen. Sie fehlen dagegen in allen weitgeöffneten Blüten, so bei den Pirolaarten, bei Clethra, bei allen Rhododendroideae, deren Antheren auf langen Filamenten sitzen,

ferner bei den Ericaarten u. a., deren Antheren über den Rand der Blumenkrone hinausragen, z. B. bei Erica carnea, oder von einer nach vorn kontinuierlich sich erweiternden Blumenkronröhre umgeben sind, z. B. bei Erica hiemalis (Fig. 40). In reduzierter Form fand ich die

Fig. 40.

Fig. 41.

Fig. 42.

Fig. 40: Anthere von Erica hiemalis.
Fig. 41: Erica blanda, junge Anthere mit den Anlagen der Anhängsel.
Fig. 42: Erica blanda, fertige Anthere.

Anhängsel bei Erica blanda als kurze dem Filament angeschmiegte Fortsätze jeder Antherenhälfte (Fig. 41, 42); die Blumenkrone ist bei dieser Art langgestreckt tonnenförmig. Unbewehrt sind auch die Antheren der Vacciniumarten mit zurückgeschlagener Blumenkrone, so von Vaccinium oxycoccos und macrocarpum, bei denen der Zugang zum Honig schon durch die dicht aneinander gerückten Staubblätter mit ihren hinreichend breiten Filamenten genügend versperrt ist. Vaccinium Vitis Idaea und corymbosum zeigen trotz der krugförmig-bauchigen Blumenkrone keine Hörner an den von dieser umschlossenen Antheren. Eine ähnliche Funktion wie die Grannen besitzt wohl auch der lange sterile Fortsatz, in den die unbegrannten Antheren von Clethra arborea und anderer Arten dieser Gattung verlängert sind, bei der wie bei Arbutus und Pirola die leichte Beweglichkeit der Antheren um den Filamentansatz die Entleerung des Pollens erleichtert.

Da die entwickelungsgeschichtliche Untersuchung ergeben hat, dafs die Antheren der Erikaceen nach einem Schema gebaut sind, so liegt die Frage nahe, ob auch in Bezug auf die Bildung der Öffnungen Einheitlichkeit herrscht. Diese Frage mufs bejaht werden, wenn man von Clethra und den Epakridaceen Epacris und Styphelia

sowie von Monotropa und Loiseleuria absieht, denn als Resultat meiner Untersuchungen hat sich ergeben, dafs mit Ausnahme von Clethra nirgends bei den Erikaceen ein typisches Endothecium sich findet, sondern dafs abgesehen von Loiseleuria, Monotropa und den Epakridaceen, bei denen eine Art Exothecium ausschliefslich die Dehiscenz bewirkt, bei allen anderen Erikaceen einschliefslich der Pirolaceen die Bildung der länglichen oder rundlichen Antherenöffnungen im wesentlichen beruht auf der Zerstörung eines an der betreffenden Stelle entsprechend vorgebildeten Gewebes. Dieses Gewebe, dessen Entfernung durch die beiden Vorgänge der Resorption und Schrumpfung erfolgt, tritt im allgemeinen in hinreichender Breite an die Oberfläche, von der aus auch die Auflösung beginnt. Erreicht das Resorptionsgewebe die Oberfläche nur wenig wie bei Kalmia oder gar nicht wie bei Rhodothamnus, Phyllodoce, Arbutus und seinen Verwandten Arctostaphylos und Arctous, so kommt es zur Ausbildung eines Exothecium in der Umgebung der Öffnungsstelle, das bei Kalmia und namentlich bei Rhodothamnus und Phyllodoce von der endotheciumähnlich verdickten zweiten Zellschicht der Antherenwand in seiner Funktion unterstützt wird, die Wirkung der Gewebeauflösung noch zu vervollständigen; bei Loiseleuria, Monotropa und den Epakridaceen ist das Exothecium in ganzer Länge der Anthere ausgebildet.

Der typische Fall ist also meiner Ansicht nach der, dafs durch Gewebeauflösung eine runde oder längliche Öffnung im oberen Teile jeder Theka unmittelbar über beiden Fächern und der sie trennenden Scheidewand gebildet wird und der Beschaffenheit des sie umgebenden Gewebes entsprechend nach ihrer Bildung dauernd in gleicher Ausdehnung geöffnet bleibt.

Diese Verhältnisse finden wir in erster Linie bei den Gattungen Erica, Calluna und Bruckenthalia. An der Stelle, wo sich die Öffnung bilden soll, sind in entsprechend jungen Blütenknospen die einander zugekehrten verhältnismäfsig flachen Aufsenseiten je zweier benachbarten Theken, im allgemeinen also in ihrer oberen Hälfte, so dicht miteinander verklebt, dafs eine Trennungslinie zwischen den beiden Antherenhälften nicht mehr zu erkennen ist und das Gewebe ganz einheitlich erscheint. Zugleich heben sich die oberflächlichen Schichten an der Berührungsstelle durch geringe Gröfse ihrer Zellen und deutliche, verhältnismäfsig grofs erscheinende Kerne stark ab; diese Gewebepartien erweisen sich von vorneherein sehr plasmareich und stark färbbar. Auf Schnitten durch etwas ältere Knospen erscheinen dann diese Zellen erfüllt von einer körnigen, weifslichen

Masse; in ihr sind die Zellwände und die Kerne bald nur mehr undeutlich sichtbar. Dies ist das erste Stadium der Auflösung dieser Zellen, die vermutlich erfolgt durch Bildung und Ausscheidung von Enzymen innerhalb der Zellen selbst. Schliefslich findet man zwischen

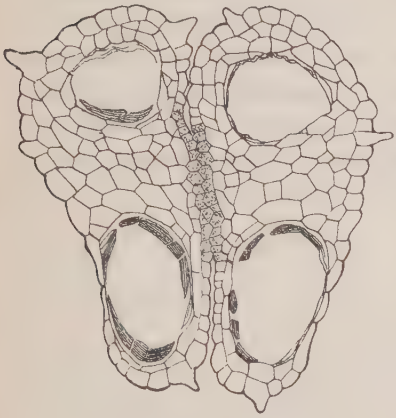

Fig. 43.

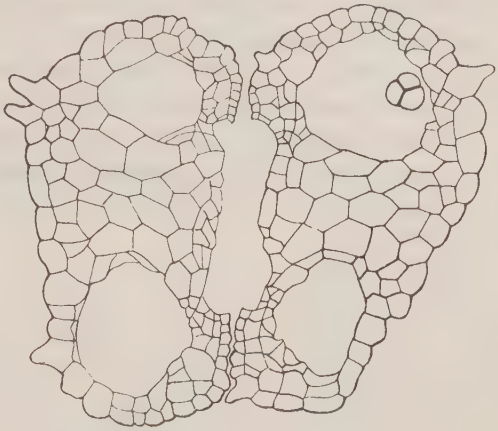

Fig. 44.

Fig. 43: Erica aggregata, Querschnitt durch die Öffnungsstelle zweier Hälften benachbarter Antheren. Resorptionsgewebe punktiert.

Fig. 44: Erica aggregata, Querschnitt zweier Antherenhälften. Das Resorptionsgewebe ist aufgelöst.

den Antherenhälften an der Stelle der späteren Öffnung nur noch diese weifsliche Masse, während die unter der zerstörten Zellschicht gelegenen Zellagen zusammenzuschrumpfen beginnen, bis die Anthere völlig geöffnet ist. Der Durchbruch nach den Fächern hin erfolgt dabei links und rechts von der Scheidewand in mehr oder weniger deutlichen kleinzelligen Streifen. Dafs durch die Resorption direkt ein Zugang zu den Fächern durch die Wand hindurch entstanden wäre unter nachheriger Einschrumpfung der stehen gebliebenen Scheidewand, habe ich nie beobachtet; wohl aber verbreitert sich gewöhnlich der Streifen des Resorptionsgewebes um ein oder zwei Zellen nach den Fächern hin (Fig. 43—46).

Von Ericaarten habe ich namentlich Erica blanda Andr., ventrosa Sweet, aggregata Wendl., arborea L., hiemalis (Gartenbastard), carnea L. untersucht und überall dieselben Verhältnisse gefunden. Somit ist die Angabe von Leclerc du Sablon für Erica cinerea durch meine Untersuchungen im Prinzip bestätigt; über den Verlauf der von ihm angenommenen Resorption macht er weiter keine Mitteilung. Goebels Vermutung hingegen, dafs Schrumpfung bei Erica

carnea die Öffnungsursache sei, bedarf dahin der Ergänzung, dafs jenem Prozefs ein anderer, nämlich der der Auflösung für bestimmte Zellschichten vorausgeht.

Auflösungserscheinungen, ähnlich den für die äufsersten Zellschichten an der Öffnungsstelle geschilderten, konnte ich, obwohl sie zu finden wahrscheinlich gewesen wäre, in der Fächerscheidewand nicht beobachten. Diese Scheidewand ist von der Innenwand der Theke her stark entwickelt; in ihr tritt nahe dem Aufsenrand und der Anheftung der Fächerwände an sie unterhalb der Öffnungsstelle bis zum unteren Ende der Antherenhälfte ein Streifen enger und kurzer Zellen

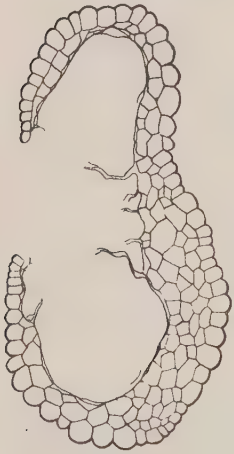

Fig. 45.

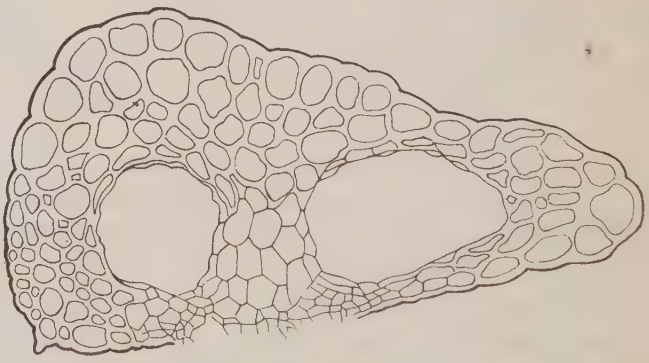

Fig. 46.

Fig. 45: Querschnitt einer geöffneten Antherenhälfte von Erica hiemalis.
Fig. 46: Querschnitt einer Antherenhälfte von Erica ventrosa; das Resorptionsgewebe gröfstenteils aufgelöst; die einfach konturierten Zellen der Fächerscheidewand verschrumpfen.

auf, der die Vereinigung beider Fächer zu einem Fach herbeiführt, indem seine Zellen zuerst und dann die übrigen Zellen der Scheidewand verschrumpfen. Hier wie weiter oben sind die Reste der verschrumpften Zellen in der völlig reifen und entleerten Anthere noch vorhanden.

Die Wand der reifen geöffneten Anthere ist stark kutinisiert, die einzelnen Epidermiszellen sind papillös vorgewölbt; die Schichtzellen sind nur an den Stellen stärkster Krümmung der Antherenwand erhalten und dann ebenfalls schwach verdickt und kutinisiert.

Die Form der Öffnung ist bei den einzelnen Ericaarten verschieden; sie kann fast rund, aber auch langgezogen sein; sie erstreckt

sich meist über die Hälfte oder ein Drittel der Länge der Antherenwand. Sie beginnt immer etwas unter dem oberen Rand und ist nach der Seite gewendet. Bei Calluna ist die Öffnung spaltförmig und verhältnismäfsig lang, sie nimmt ungefähr zwei Drittel der ganzen Länge der Wand ein.

Bruckenthalia weicht von dem für Erica aggregata angegebenen Verhalten nur in der Weise ab, dafs die einander zugekehrten Antherenhälften wohl über und unter, sowie rechts und links von den Öffnungsstellen miteinander verzahnt sind; im Umkreis der späteren Öffnung aber weicht jederseits die Wand muldenförmig zurück, so dafs hier zwischen den Antherenhälften ein Hohlraum entsteht (Fig. 47).

Abweichend von dem eben für Erica aggregata geschilderten Verhalten entstehen bei Ledum latifolium Ait. und Rhododendron ferrugineum L. die rundlichen Scheitelöffnungen entgegen der Angabe von Leclerc du Sablon allein durch Schrumpfung eines kleinzelligen, fast dreieckigen Gewebestückchens, das man mit Strasburger auffassen kann als „den Scheitel der die zwei Pollenfächer jeder Antherenhälfte trennenden Scheidewand", die hier gegenüber der mit hohen palissadenförmigen Zellen sich anschliefsenden Antherenwand etwas vertieft liegend zutage tritt. Was den Vorgang der Schrumpfung anbelangt, so sieht man dieses kleinzellige Gewebe von der Mitte aus einsinken, indem die Zellwände allmählich auf einander fallen. Durch Mittel, die ein leichtes Quellen veranlassen, läfst sich zu Anfang die ursprüngliche Form der Zellen wiederherstellen. Zur Durchreifsung der dünnen Stellen am Rande der Öffnung reicht jedenfalls die bei dem ganzen Vorgang entstehende Spannung hin. Durch Schrumpfung der Scheidewand, in der sich das kleinzellige Gewebe nahe der Aufsenwand nach unten fortsetzt, erfolgt die Vereinigung der beiden Fächer. Resorptionserscheinungen ähnlich den

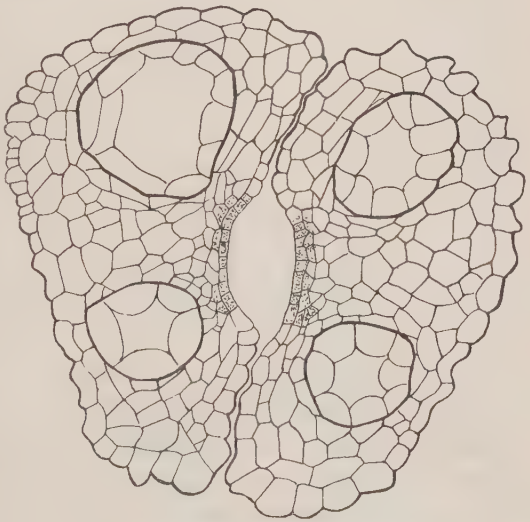

Fig. 47. Querschnitt zweier Antherenhälften von Bruckenthalia spiculiflora.

bei Erica aggregata beobachteten konnten trotz dem beinahe drüsigen Aussehen des die Öffnung zunächst erfüllenden Gewebes, von dem sich die Ausscheidung eines die Selbstverzehrung herbeiführenden Stoffes hätte erwarten lassen, nicht konstatiert werden. Somit stimmt mein Untersuchungsresultat für Rhododendron mit Strasburgers Angabe überein (Fig. 48, 49).

Fig. 48.

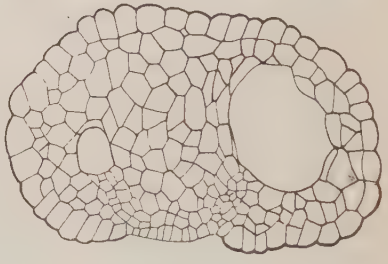

Fig. 49.

Fig. 48 und 49: Längs- und Querschnitt durch die Öffnungsstelle einer Antherenhälfte von Ledum latifolium.

Die Antherenöffnung ist auch bei dieser Gruppe nach ihrer Bildung unveränderlich; ihre Ränder erscheinen durch die daranhängenden Reste verschrumpfter Zellen nach innen eingebogen. Die hohen Epidermiszellen der Antherenwand werden relativ stark verdickt auf Aufsen- und Seitenwänden und kutinisiert. Die darunter liegenden Zellschichten sind, soweit sie erhalten bleiben, ohne Verdickung.

Die Antherenform der Andromedeae und Gaultherieae, die in bestimmter Reihenfolge gruppiert von den Antheren der Ledeae und Rhododendreae überleiten zu den Vaccinoideae, stimmen mit diesen beiden Gruppen auch insofern überein, als sich bei ihnen ebensowenig wie bei jenen die für Erica geschilderten Resorptionserscheinungen beobachten lassen.

Am Anfang der zu den Antheren von Vaccinium überleitenden Reihe steht Andromeda polifolia L. Bei ihr entsteht an der Basis der jeder Antherenhälfte aufgesetzten Granne durch Einschrumpfen eine von oben nach unten schmaler werdende Öffnung, die schräg nach der Seite gewendet ist und der Lage der Fächerscheidewand

entspricht (Fig. 50). Diese ist hier wenig entwickelt, die Ränder der Pollenfächer sind infolgedessen nach der Mitte jeder Antherenhälfte viel stärker eingebogen und bilden so in der ungeöffneten Anthere eine tiefe Rinne jederseits. Ihre Ablösung von der leichten Hervor-

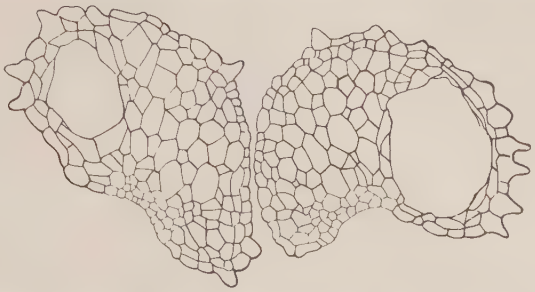

Fig. 50: Querschnitt durch die Öffnungsstellen einer Anthere von Andromeda polifolia.

ragung der Innenwand jeder Antherenhälfte, die der bei Erica und Rhododendron so stark entwickelten Fächerscheidewand entspricht, erfolgt dadurch, dafs das Schrumpfungsgewebe, das im oberen Teile die Öffnung entstehen läfst, in seinem weiteren Verlaufe gewissermafsen an den Grund der Rinne verlagert wird unter die hier durch zwei oder drei Zellreihen zusammenhängenden Ränder jedes Faches, die auch nach der Ablösung verbunden bleiben. Gleicht sich auch nach der Verschrumpfung die Einfaltung etwas aus, so bleibt doch in der geöffneten Anthere die Grenze der Pollensäcke immer noch sehr tief eingeschnitten und sehr deutlich erkennbar.

Während die bei Andromeda polifolia nur wenig in die Basis der Granne hineingezogene Öffnung der Anthere bei Gaultheria hirtiflora auf die Vorderseite eines die Basis zweier Grannen bildenden sterilen Teiles verlegt ist (Fig. 52, 53), ist bei der zweiten von mir untersuchten Andromedaart zur Entleerung der Anthere zwischen Pollensäcke und Öffnung noch eine kurze Röhre eingeschaltet. Im ungeöffneten Zustand zeigt jede Röhre unterhalb der sattelförmigen Ansatzstelle der zwei Grannen eine leichte Vertiefung, in der die Zellen klein und stark färbbar sind (Fig. 54, 55). Hier beginnt die Aushöhlung der Ausgufsröhre. Das kleinzellige Gewebe setzt sich durch die ganze zunächst mit Gewebe erfüllte Röhre bis zu den Pollensäcken als schmaler Streifen fort und verläuft weiter durch die hier wieder ähnlich wie bei Rhododendron entwickelte Fächerscheidewand.

Besonders merkwürdig aber verhalten sich die Ausgüsse von Andromeda speciosa auf ihrer Rückseite. Sie sind nämlich schräg

abwärts abgestutzt und zeigen hier ein merkwürdig verändertes, schmaler werdend bis zum Filamentansatz verlaufendes Gewebe, dessen äufsere

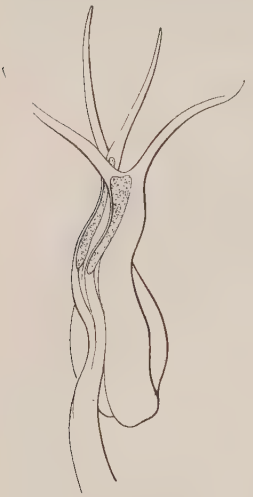

Fig. 51.

Fig. 52.

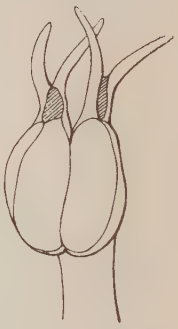

Fig. 53.

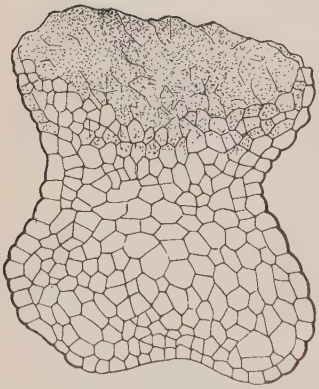

Fig. 54.

Fig. 55.

Fig. 56.

Fig. 51: Andromeda speciosa, Anthere von hinten, das aufgelöste Gewebe punktiert.
Fig. 52 und 53: Anthere von Gaultheria hirtiflora von der Seite und von vorn. Die Öffnung schraffiert, das aufgelöste Gewebe punktiert.
Fig. 54 und 55: Querschnitt durch die Öffnungsstelle und das aufgelöste Gewebe auf dem Rücken der Ausschütteröhren von Andromeda speciosa; zwei verschiedene Stadien.
Fig. 56: Querschnitt einer Ausschütteröhre von Lyonia calyculata.

Teile zu einer (an Alkoholmaterial weifslichen), durch Zellwandreste fädig zusammengehaltenen Masse aufgelöst sind. Die dieser Masse

als Basis dienenden Zellen der Röhrenwand werden stark verdickt (Fig. 54, 55). Über die Bedeutung und Ursache dieser eigentümlichen Erscheinung, die ich bei Gaultheria hirtiflora wiederfand, vermag ich mangels hinreichender Beobachtung keinen Aufschlufs zu geben (Fig. 51).

Die am meisten den Antheren von Vaccinium ähnlichen Antheren von Lyonia calyculata Rchb. zeigen bei der Aushöhlung ihrer kurzen, schief abgestutzten Röhren auch keine Resorptionserscheinungen, sondern lediglich ein Einschrumpfen der diese ursprünglich erfüllenden Zellen (Fig. 56).

Die Antheren von Vaccinium unterscheiden sich von denen von Lyonia calyculata im wesentlichen nur durch die Länge der Röhren, die ungefähr ebenso lang sind wie die Pollensäcke. Von den zwei Ausschüttevorrichtungen bei Vaccinium ist dann nur noch ein Schritt zur Vereinigung der beiden Röhren zu einem gemeinsamen Ausgangsrohr für beide Antherenhälften, wie wir es in der zweiten Untergruppe der Vaccinoideae, bei den Thibaudieae in der Mehrzahl der Gattungen finden.

Von der Gattung Vaccinium habe ich Vaccinium Myrtillus, Vitis Idaea, oxycoccos, macrocarpum und corymbosum untersucht; für die Antherenform mit einem Ausgufsrohr lag mir Macleania punctata Hook.

Fig. 57.

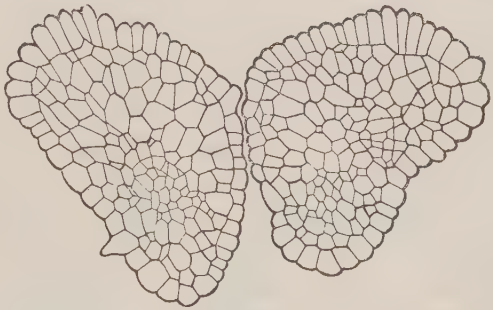

Fig. 58.

Fig. 57: Längsschnitt einer Antherenhälfte von Vaccinium Myrtillus. $L$ = Verlauf des kleinzelligen, zuerst verschwindenden Gewebes.

Fig. 58: Vaccinium Myrtillus, Querschnitt durch die Ausschütteröhren unterhalb der Öffnungsstelle.

als Beispiel vor. Die Kamine werden als solide Neubildungen am Scheitel der Anthere angelegt, gleich mit einer in der Umgrenzung der späteren freien Aufsenöffnung entsprechenden Vertiefung, in der die Zellen verhältnismäfsig klein und stark färbbar sind. Von ihr

aus verläuft zwischen dem übrigen aus langgestreckten Zellen bestehenden Gewebe nahe dem Vorderrand ein Streifen kürzerer, namentlich auf dem Querschnitt durch ihre Kleinheit stark hervortretender Zellen, die auf jungen Stadien sehr plasmareich und stark färbbar sind (Fig. 57, 58).

Während der Bildung der Öffnung und allmählichen Aushöhlung der Ausschütteröhre sieht man die Zellen inhaltsarm, die Zellwände schwächer werden; zugleich tritt von oben von der Vertiefung her eine im Längsschnitt nach unten spaltförmig verlaufende Aushöhlung auf. Die Zellen und Zellwände verschwinden, ohne dafs Resorptionserscheinungen wie bei Erica oder so ausgesprochene Verschrumpfung der Zellen wie bei Rhododendron zu beobachten wäre. Die äufserste Zellschicht bleibt bei Vaccinium und Macleania unverdickt, die darunter liegende, die der fibrösen Schicht anderer normal sich öffnenden Antheren entspricht, wird namentlich bei Macleania stark verdickt.

Nach der Lage und Gestaltung der Öffnungen schliefsen sich an Vaccinium und Macleania die Arten von Pirola an, von denen ich Pirola minor, secunda, rotundifolia, uniflora untersucht habe. Bei den beiden erstgenannten Arten sind die Theken in kurze, schief abgeschnittene sterile Stücke in ganzer Breite verlängert; bei Pirola rotundifolia und uniflora dagegen sind den Antheren je zwei kurze Röhrchen aufgesetzt, deren abgeschrägte Enden bei Pirola uniflora einander ein wenig zugekehrt, bei Pirola rotundifolia dagegen von einander abgewendet sind. Die Eröffnung dieser Ausgüsse erfolgt hier für alle Formen in derselben Weise mit allen Zeichen deutlicher Resorption wie bei Erica, indem deren Wirkung noch durch Kollabieren der angrenzenden Zellen vervollständigt wird. Man sieht auch hier die in der Zerstörung befindlichen Zellen in der bei Erica aggregata geschilderten Weise verändert und in weiter fortgeschrittenen Stadien die Ränder der Öffnung mit der weifslichen Masse dicht bedeckt, die schon bei schwacher Vergröfserung an Alkoholmaterial deutlich erkennbar ist. Die Auflösung beginnt in den Zellen, die die am Ende jedes Ausgusses befindliche ursprüngliche Vertiefung bilden und setzt sich dann bis zu den Pollenfächern in einem Gewebestreifen fort, der nicht bei allen untersuchten Pirolaarten gleich deutlich hervortritt. Indem die ihn umgebenden Zellen dann kollabieren und allmählich verschwinden, entsteht der volle Umfang des die Aufsenöffnung mit dem Innern der Pollensäcke verbindenden Kanals. In den Fächerscheidewänden konnte ich lediglich allmähliches Verschrumpfen der Zellen wahrnehmen, aber keine Resorptionserscheinungen.

In den fertigen Antheren zeigen die erste und zweite Wandzellschicht verschiedene Ausbildung bei den einzelnen Arten: bei Pirola

Fig. 59.

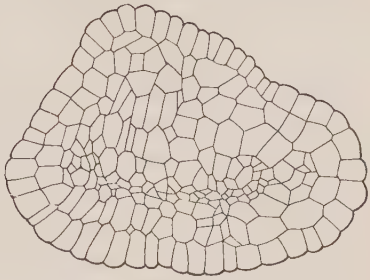

Fig. 60.

Fig. 59 und 60: Längs- und Querschnitt durch die Ausschütteröhre einer Hälfte einer noch geschlossenen Anthere von Pirola rotundifolia.

secunda zeigen beide Schichten netzförmige Verdickung auf allen Wänden, bei Pirola minor ist nur die zweite Zellenlage verdickt, ebenso ist es bei Pirola rotundifolia, nur ist hier in den Ausgüssen die Verdickung auch auf tieferliegende Schichten ausgedehnt; bei Pirola uniflora endlich ist ein derartiges Aussteifungsgewebe überhaupt nur in der Wand der Röhren ausgebildet (Fig. 59—62).

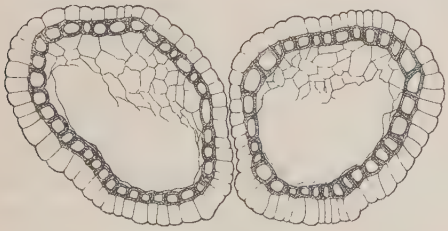

Fig. 61.

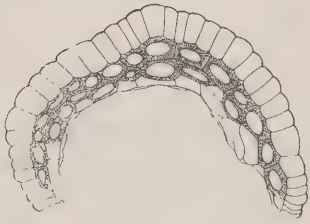

Fig. 62.

Fig. 61: Querschnitt durch die Ausschütteröhren einer sich eben öffnenden Anthere von Pirola rotundifolia.

Fig. 62: Querschnitt durch den die freie Aufsenöffnung bildenden Teil einer Ausschütteröhre einer Antherenhälfte von Pirola rotundifolia.

Haben wir bisher lediglich Formen betrachtet, deren Öffnungen von vornherein in bestimmter Weite angelegt, stets dieselbe Aus-

dehnung aufweisen, so müssen nun noch die Fälle angeführt werden, in denen die Öffnung nach ihrer Bildung noch vergrößert oder die eigentliche Dehiscenz erst herbeigeführt wird durch eine auf Austrocknung beruhende Bewegung der Epidermis.

Verhältnismäßig am geringsten erscheint die Mitwirkung der Epidermis bei der Dehiscenz bei Kalmia, denn hier tritt in der auffallend breiten Furche, die die an die fast nicht ausgebildete Fächerscheidewand ansetzenden Fächerwände zwischen sich lassen, auf mehr als ein Drittel der Antherenlänge das Resorptionsgewebe zutage (Fig. 63). In seinem weiteren Verlaufe nach abwärts wird es nur von einer einzigen Zellschicht, die die Fächerwände auch im geöffneten Zustand noch verbindet, überdeckt; es besteht hier aus mehreren Lagen von Zellen, deren eigentümliche Beschaffenheit sie scharf umgrenzt gegenüber den übrigen Zellen hervortreten läßt. Nach den Pollenfächern hin grenzen später verschrumpfende Zellen das Resorptionsgewebe in seinem ganzen Verlaufe ab. Die Erscheinungen der Resorption sind dieselben wie bei Erica und Pirola. Die Epidermis besteht in der Umgebung der Öffnung aus hohen Zellen, deren Innen- und Seitenwände stärker verdickt sind als die leicht gewölbte Außenwand. In dem übrigen Teile der Anthere sind die Epidermiszellen weniger hoch als breit und lang, doch besteht auch hier ein Gegensatz in der Verdickung ihrer Wände. Unter den hohen Epidermiszellen erleidet nun die darunterliegende Zellschicht in der Umgebung der Öffnungsstellen eine Verdickung, die auf der nach außen gekehrten Wand dieser Zellen (auf der Innenwand der Epidermiszellen) geringer ist als auf den übrigen Wänden. Diese verdickte Zellschicht dient zur Verstärkung der Innenwand der Epidermiszellen bei der Austrocknung. Wenn die Anthere sich öffnet, so entsteht zunächst durch die Gewebeauflösung ein schmaler Spalt; die daran grenzenden Zellen der Epidermis, die von vornherein anders gebaut sind als die übrigen und nur schwache Wände besitzen, verschrumpfen. Indem nun in allen übrigen Epidermiszellen beim Austrocknen die dünnen Außenwände sich einfalten, wird eine Auswärtsbewegung der Öffnungsränder bewirkt, durch die der lange Spalt zu einer breiten und weiten

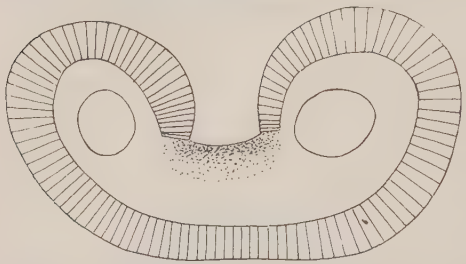

Fig. 63: Schematisierter Querschnitt einer Antherenhälfte von Kalmia latifolia; das Resorptionsgewebe punktiert.

Öffnung wird; zugleich wird auch im unteren Teile der Anthere der Hohlraum erweitert.

Gegenüber den Antheren von Kalmia erscheinen die übereinstimmend gebauten Antheren von Rhodothamnus Chamaecistus und Phyllodoce, von welcher Gattung ich die Arten Phyllodoce taxifolia Salisb. und Phyllodoce empetriformis Don. untersucht habe, vollkommener gebaut, wenn auch ihre Öffnungen sehr viel kleiner sind. Bei ihnen ist jede Antherenhälfte in eine kurze, sterile und nach hinten umgebogene Spitze ausgezogen, auf die sich die zwischen den vorgewölbten Pollensäcken jeder Antherenhälfte verlaufende Einsenkung als tiefe Furche fortsetzt. Am Grunde dieser Furche stofsen die Ränder der beiden Fächer dicht aneinander und lassen das Resorptionsgewebe nicht an die Oberfläche treten (Fig. 64); dessen Zellen sind fast archesporähnlich. Die Epidermiszellen sind hoch, palissadenförmig, führen lange einen gefärbten Zellsaft und einen Wandbelag, der stark lichtbrechend, aber nicht quellbar ist und sich mit Fuchsin und Hämatoxylin nicht, wohl aber mit Anilinblau färbt. Löst man ihn mit Eau de Javelle heraus, so sieht man, dafs die Verdickung der Seitenwände der Epidermiszellen nach aufsen allmählich abnimmt; die Innenwand ist ebenfalls etwas verdickt. Unter dieser Epidermis liegen aber Zellen (Fig. 65, 66), die auf ihren Seiten- und Innenwänden stark verdickt sind und zwar in einer der Verdickung in Endothecien ähnlichen Weise, indem die im übrigen gleichmäfsige Verdickung von langen, schmalen Tüpfeln unterbrochen ist. Bei der Dehiscenz wird nun durch die Auflösung des dafür vorgebildeten Gewebes und Verschrumpfen der daranstofsenden zarten Epidermiszellen jede Antherenhälfte durch einen über ihren Scheitel herlaufenden Spalt eröffnet; dieser wird dann ähnlich wie bei Kalmia durch die Austrocknungsbewegung, die die erste und zweite Zellage ausführen, zu einer runden Öffnung umgestaltet; bewirkt wird dies namentlich durch die Anordnung der endotheciumähnlich verdickten Zellen, die in und unterhalb der umgebogenen Spitze jeder Antherenhälfte auf der Rückseite der-

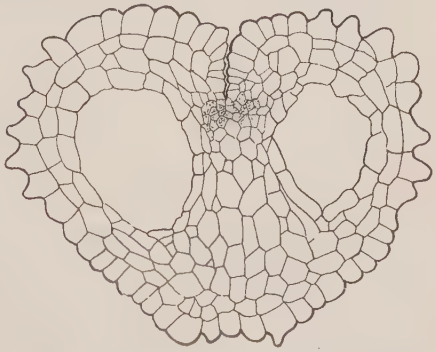

Fig. 64: Querschnitt durch die Öffnungsstelle einer Antherenhälfte von Phyllodoce latifolia.

selben ausgebildet sind. Der ganze Mechanismus arbeitet rascher als bei Kalmia, wohl infolge der schon in ihrem Bau ausgedrückten stärkeren Mitwirkung der zweiten Zellschicht. Auch vermag bei Kalmia Benetzung einen vollständigen Verschlufs nicht herbeizuführen, während dies bei Rhodothamnus und Phyllodoce der Fall ist, da die

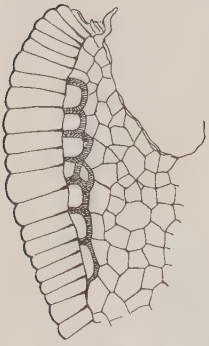

Fig. 65.

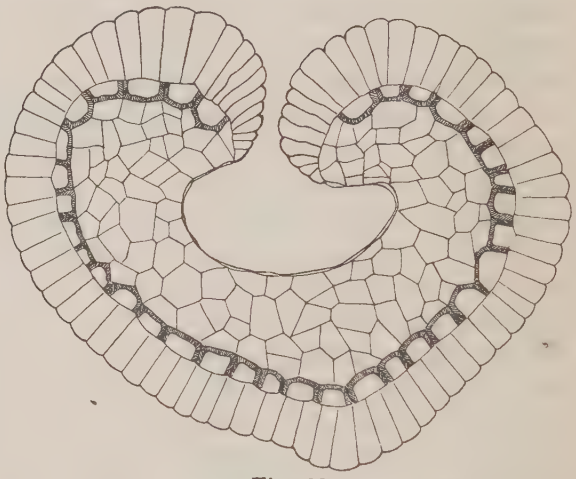

Fig. 66.

Fig. 65: Querschnitt durch den Rand der Antherenöffnung von Rhodothamnus Chamaecistus.

Fig. 66: Schematisierter Querschnitt durch die umgebogene Spitze einer Hälfte einer sich eben öffnenden Anthere von Rhodothamnus Chamaecistus.

verschrumpften Epidermiszellen auf dem eingebogenen Rand der Fächerwände sitzen und das Resorptionsgewebe nicht an die Oberfläche tritt. Dieses setzt sich in gleichmäfsiger Ausbildung durch die ganze Fächerscheidewand nach unten fort; durch seine Auflösung wird, wenn die Anthere im Begriffe ist sich zu öffnen, ein langgestreckter Hohlraum gebildet in der Scheidewand; erst die Verschrumpfung und Zerreissung der rechts und links diesen Hohlraum begrenzenden Zellen, die ihn von den Pollenfächern trennen, führt deren Vereinigung herbei.

Die nahe verwandten Gattungen Arbutus, Arctous und Arctostaphylos, ausgezeichnet durch aufserordentliche Ähnlichkeit im Bau der Antheren, bilden deren längliche Öffnungen wie die Pirolaarten im untersten Teile der Antherenhälften auf der nach aufsen gekehrten Seite aus, und zwar nicht in einer dem Verlaufe der Fächerscheidewand entsprechenden, sondern dazu senkrechten Linie, die ein wenig gebogen über das untere Ende der beiden Fächer und der sie trennenden

Scheidewand herläuft. Diese Linie wird markiert durch die niederen Epidermiszellen, die die Ränder der zukünftigen Öffnung bezeichnen. Die daneben befindlichen Epidermiszellen, ursprünglich von gleicher Gröfse wie jene, nehmen rasch an Gröfse zu und bilden das die Öffnung bewirkende Exothecium. Die namentlich in dem untersten Teile der Anthere aus ziemlich viel Zellenlagen bestehende Antherenwand — man könnte geradezu auch hier von einer sterilen Spitze der Anthere reden, in der teilweise die Öffnung gebildet wird — wird unter der Öffnungslinie von einem Streifen kleiner Zellen durchsetzt, die sich auch auf die Fächerscheidewand fortsetzen und die typischen Erscheinungen der Resorption zeigen. Indem dann die übrigen hypodermalen Zellen verschrumpfen, besteht schliefslich die Antherenwand in der Umgebung der Öffnungsstelle nur mehr aus

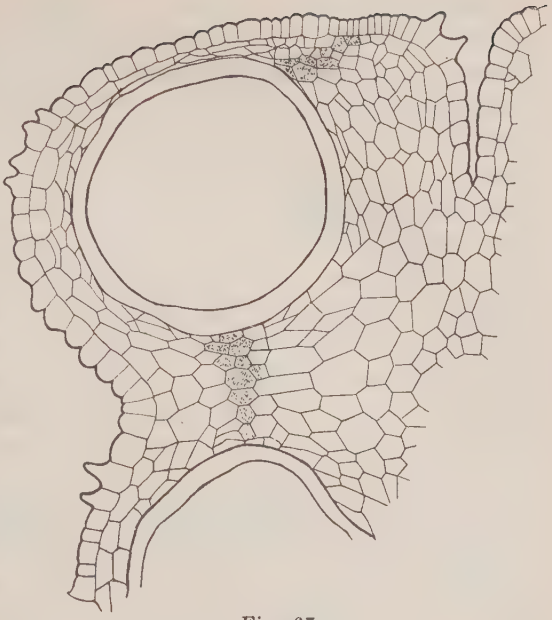

Fig. 67.

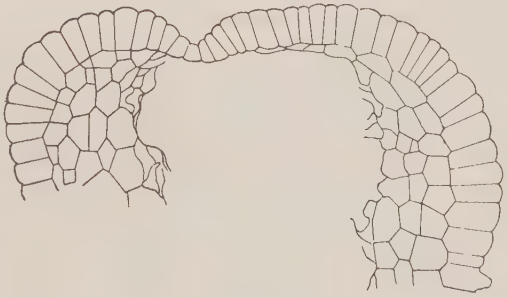

Fig. 68.

Fig. 69.

Fig. 67, 68, 69: Querschnitte durch die Öffnungsstelle der Anthere von Arbutus Unedo auf verschiedenen Stadien (Fig. 69 stärker vergröfsert).

dem Exothecium, dessen starke Schrumpfung unter Einfaltung der äufseren Zellwände die Dehiscenz herbeiführt. Ein Verschluſs der geöffneten Antheren bei Benetzung tritt nicht immer ein (Fig. 67—69).

Ist das Exothecium der bisher geschilderten Formen nur lokal ausgebildet in der Umgebung der späteren Öffnung, so ist bei Loiseleuria procumbens Desv. die Epidermis der Antherenwand in ihrer ganzen Ausdehnung für die Funktion als Exothecium verwendet. Die Zellen der Epidermis sind ohne Inhalt, groſs und nicht papillös vorgewölbt; die Innen- und Aufsenwand jeder Zelle ist sehr dünn, die Seitenwände sind ganz wenig verdickt und zeigen groſse Tüpfel. Bei der Öffnung verschrumpft die Scheidewand der Fächer; dabei lösen sich die Fächerwände ab. Resorptionserscheinungen konnten nicht beobachtet werden. Vermutlich durch Schwinden des Füllwassers beim Austrocknen werden die Aufsenwände der Zellen eingefaltet und so die Antheren und zwar durch einen Spalt in ihrer ganzen Länge weit geöffnet. Bei Benetzung schlieſsen sie sich wieder. In Antheren, die schon einige Zeit geöffnet sind, erscheinen durch die starke Austrocknung auch die Innenwände der Epidermiszellen eingefaltet; auch sind dann mit Ausnahme des Filaments alle übrigen Zellen an der Anthere verschrumpft und vertrocknet. Unter der Epidermis bleibt keine Zellschicht erhalten (Fig. 70).

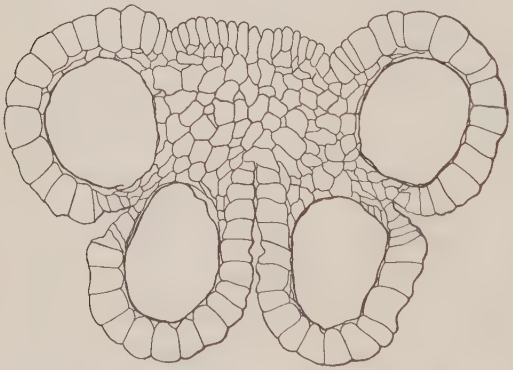

Fig 70: Querschnitt durch eine ungeöffnete Anthere von Loiseleuria procumbens.

Völlig abweichend vom Habitus und Aufbau aller übrigen Antheren der Pirolaceen und Erikaceen sind die Antheren von Monotropa hypopitys L. (Fig. 71). Auf dem stabförmigen Filament sitzt eine nierenförmige Anthere, die auf ihrer Aufsenseite eine hufeisenförmige Rinne aufweist. Sie besteht aus zwei horizontal übereinander liegenden Pollensäcken, die durch eine schräg von hinten unten nach vorn oben verlaufende Scheidewand getrennt sind (Fig. 72). Der Ansatz der Scheidewand auf der stärker gewölbten Vorderseite markiert sich durch eine ganz schwache, namentlich auf Längsschnitten hervortretende Vertiefung. Die Öffnung dieser merkwürdig geformten

Anthere erfolgt im Verlaufe jener hufeisenförmigen Linie, in der zwischen niederen, kleinen Zellen die Aufrifsstelle vorgebildet ist. Bewirkt wird die Dehiscenz durch die als Exothecium ausgebildeten hohen Epidermiszellen (Fig. 73); dieses Verhalten entspricht also dem

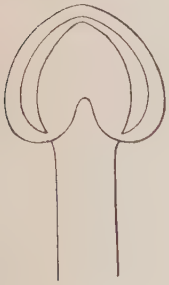

Fig. 71.

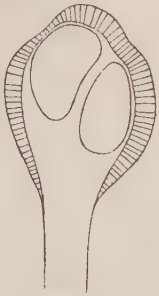

Fig. 72.

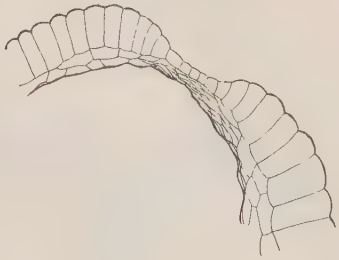

Fig. 73.

Fig. 71: Habitusbild einer Anthere von Monotropa hypopitys.
Fig. 72: Längsschnitt (schematisiert) durch eine Anthere von Monotropa.
Fig. 73: Längsschnitt durch die Öffnungsstelle der Anthere von Monotropa.

für Loiseleuria und Arbutus angegebenen. Resorptionserscheinungen konnten keine beobachtet werden; die unter der Epidermis gelegenen Zellschichten verschrumpfen. Durch die Öffnungsbewegung werden beide Fächer, deren Scheidewand vorher schon verschrumpft ist, gleichzeitig aufgetan und durch die starke Schrumpfung der Epidermiszellen erscheint die geöffnete Anthere wie eine kleine, auf dem Filament bewegliche Platte, von dem einfachen Pollen dicht bedeckt. Leider war das Material, das ich bekommen konnte, nicht vollständig genug, um die Entwickelungsgeschichte dieses so stark abweichenden Gebildes zu untersuchen.

Auch bei den von mir untersuchten Epakridaceen Epacris impressa Labill., Styphelia Richei Labill. und Styphelia lanceolata Sm. ist die äufserste Zellschicht der Antherenwand diejenige, welche die Öffnung der Antheren bewirkt. Die sie bildenden Zellen sind anfangs nur papillös vorgewölbt, später aber runden sich die Vorwölbungen kuppelförmig in ganzer Breite der Zellen ab. Die Zellwände werden bei Epacris impressa in der Antherenepidermis nur wenig verdickt. Bei der Öffnung der Antheren werden die vorgewölbten Teile der Epidermiszellen namentlich von den Seiten her eingefaltet infolge der Austrocknung. Die Epidermiszellen zeigen sehr lange Inhalt, die an die Fächerscheidewand grenzenden sind leer und verschrumpfen völlig bei der Öffnung; oft zeigen sie Abgliederung von Papillen (Fig. 74, 75).

Bei Styphelia werden die Zellwände der Epidermis mit Ausnahme der Innenwände sehr stark verdickt in der Weise, dafs das Lumen der Zelle gewissermafsen als Hohlpapille zwischen die Verdickungen der Seitenwände hineinragt. Die länglichen Tüpfel, die die Verdickung

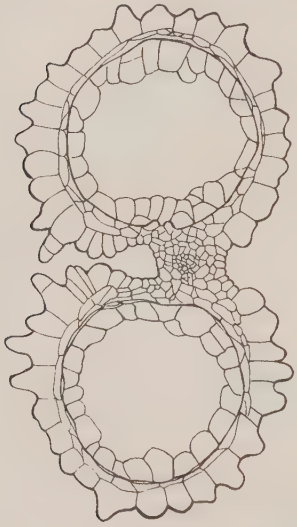

Fig. 74.

Fig. 75.

Fig. 74 und 75: Querschnitt durch eine ungeöffnete und den Rand einer geöffneten Anthere von Epacris impressa.

unterbrechen, verlaufen hauptsächlich in der Querrichtung zur Längsachse der Anthere und zu der Linie der Öffnung. In geöffneten Antheren erscheinen auch hier die Zellen von beiden Seiten her zusammengefaltet parallel zur Richtung des Spaltes (Fig. 76).

Geöffnete Antheren von Epacris und Styphelia sind durch Benetzen allein nicht mehr zu der Schliefsungsbewegung zu veranlassen; erwärmt man dagegen das Wasser, in das sie gelegt wurden, stark, so tritt langsam Verschlufs ein. Rasch läfst sich die Schliefsbewegung mit Kalilauge verursachen.

Bei Epacris, Styphelia, Monotropa, Loiseleuria und Arbutus ist es also die äufserste Zellschicht allein, die eine Bewegung zum Zweck der Offnung der Anthere ausführt und in der man deshalb auch die Ursache der Bewegung suchen mufs, während bei Kalmia und namentlich bei Phyllodoce und Rhodothamnus die Form der Verdickung der Zellwände der zweiten Zellschicht es wahrscheinlich macht, dafs ihr Anteil an der Verursachung der Auswärtskrümmung des Öffnungs-

randes ein sehr wesentlicher ist; immerhin aber dürfte man ihrer ungleichen Kontraktion infolge der Austrocknung allein die Bewegung nicht zuschreiben, da einerseits die Ausbildung dieser Zellschicht in der angegebenen Weise auch in der Umgebung der Öffnung nur in verhältnismäfsig beschränktem Mafse eintritt, andererseits auch die äufserste Zellschicht einen Bau zeigt, der mit dem in den Fällen vorhandenen im wesentlichen übereinstimmt, wo die Epidermis schliefslich allein noch vorhanden ist und die Krümmungsbewegung ausführt, wie bei Arbutus. In keinem Falle zeigt aber die äufserste Zellschicht eine Form der Verdickung, wie wir sie z. B. im Annulus der Farnsporangien finden; man wird sie indessen doch als Exothecium bezeichnen dürfen, da ja ihre Funktion dieselbe ist, wie sie den typischen Exothecien der Sporangien der Pteridophyten und der Mikrosporangien der Gymnospermen zukommt. Und namentlich deshalb ist die Heranziehung der Epidermis in Mikrosporangien angiospermer Pflanzen zur Bewirkung der Dehiscenz von Interesse, weil die Regel, dafs den Sporangien der Pteridophyten und Mikrosporangien der Gymnospermen ein Exothecium, den Mikrosporangien der Angiospermen aber ein Endothecium zukomme, eine Regel, die durch das Endothecium der Pollensäcke von Gingko biloba vonseiten der Gymnospermen her einmal durchbrochen erscheint, nun auch für die Angiospermen nicht mehr ausnahmslos gilt (siehe Goebel, Flora 1902 Ergänzungsband pag. 254).

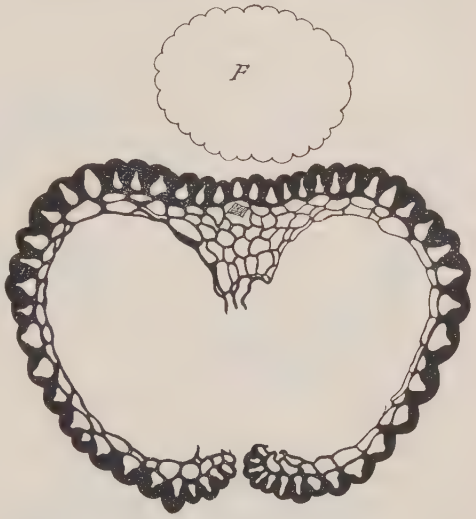


Fig. 76: Querschnitt durch eine der geöffneten Antheren von Styphelia lanceolata.

Im Gegensatz zu sämtlichen untersuchten Erikaceen, Pirolaceen und Epakridaceen steht die Gattung Clethra durch den Besitz eines typischen Endothecium in ihren Antherenwänden. Alle Zellen der unter der Epidermis gelegenen Schicht zeigen die fast halbringförmig auf Innen- und Seitenwänden ausgebildeten Verdickungsfasern, die namentlich in der Querrichtung zur Längsachse der ganzen Anthere verlaufen. Somit bestätigt auch die Untersuchung der Anthere von

Clethra auf ihre Dehiscenz, dafs diese Gattung mit vollem Recht als anormales Genus von den Erikaceen getrennt und „als Typus einer eigenen kleinen Familie aufgestellt“ wird, wie dies schon von Klotzsch geschah.

Trotz der Dehiscenz vermittelst eines Endothecium zeigen aber die Antheren von Clethra doch insofern Ähnlichkeit mit den Antheren der Erikaceen, als ihre Öffnungen nur kurze Spalten sind, obwohl das Endothecium überall in der Antherenwand und selbst in der langen, sterilen Spitze, in die Konnektiv und Antherenhälften zusammen ausgezogen sind, zur Ausbildung kommt. Dieses Verhalten ist auch bei anderen Antheren, bei denen trotz spaltförmiger Öffnung das Endothecium über ihre ganze Länge zur Anlegung kommt, von Leclerc du Sablon beobachtet worden, so bei Richardia africana und Dianella divaricata. Als Ursache gibt Leclerc du Sablon an, es sei in dem Teile der Anthere, der sich nicht öffnet, die fibröse Verdickung auch in den an und in der Scheidewand liegenden Zellen der subepidermalen Schicht ausgebildet, während die eigentlichen Öffnungsränder nur unverdickte Zellen aufweisen, die ebenso wie die Zellen der Scheidewand bei der Dehiscenz verschrumpfend und vertrocknend leicht durchrissen werden können. Dieselben Umstände bedingen auch bei Clethra die Beschränkung der Dehiscenz auf einen kurzen Spalt. Der Entstehungsort der Öffnungen ist ja derselbe wie bei Pirola und Arbutus, nämlich das untere, nach aufsen gekehrte Ende der Antherenhälften.

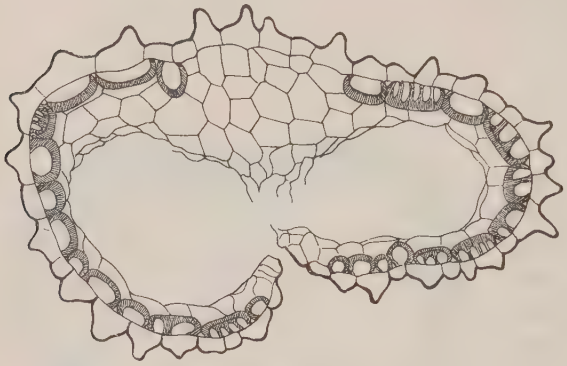

Fig. 77.

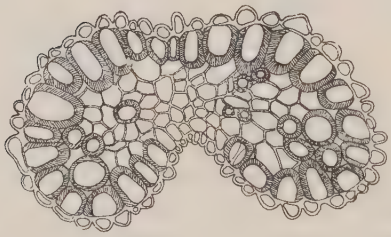

Fig. 78.

Fig. 77: Querschnitt durch die Öffnungsstelle einer eben geöffneten Anthere von Clethra arborea.

Fig. 78: Querschnitt durch die sterile Spitze einer Anthere von Clethra arborea.

Die sterile Spitze, in die die Anthere nach oben verlängert ist, zeigt an ihrem Ende eine anscheinend der Wasserausscheidung dienende Spaltöffnung; wenigstens liegen unterhalb derselben nur wenig von ihr entfernt 2—3 isolierte Tracheiden, die schon sehr früh ausgebildet sind, ehe noch das Gefäfsbündel des Filaments und Konnektivs (in dem es in halber Höhe endigt) deutlich ist. Der ganze Fortsatz der Anthere zeigt drüsigen Charakter.

Die Gruppen von Gattungen, die jeweils in gleicher Weise die Öffnungen ihrer Antheren entstehen lassen, sind im vorstehenden angeordnet nach den die Dehiscenz herbeiführenden Prozessen, also ob lediglich Gewebezerstörung oder diese und ein lokales Exothecium oder ein über die ganze Anthere ausgedehntes Exothecium ohne vorbereitende Resorption oder endlich ein Endothecium die Dehiscenz bewirkt. Man könnte aber diese Gruppen von Gattungen mit einem bestimmten Modus der Dehiscenz auch anders anordnen, indem man versucht, sie in der Reihenfolge ihrer phylogenetischen Entstehung hintereinander zu stellen. Dann tritt, verwandten Formen am nächsten stehend, deren Antheren sich vermittelst eines Endothecium in Längsspalten öffnen, an den Anfang der Reihe phylogenetischer Entwickelungsstufen der Erikaceenantheren Clethra, deren Antheren sich trotz des in ganzer Länge der Anthere ausgebildeten Endothecium nur durch eine kurze Spalte öffnen. Reste des Endothecium haben sich erhalten in ganz prägnanter Form bei Rhodothamnus und Phyllodoce, undeutlicher bei Kalmia, während die an der Dehiscenz beteiligte Gewebeauflösung bei Kalmia gegenüber Rhodothamnus und Phyllodoce im Zunehmen begriffen ist. Bei Erica und Rhododendron ist dann das Endothecium völlig verschwunden und die Gewebezerstörung zur alleinigen Ursache der Dehiscenz geworden. Eine abermalige Weiterbildung dieser Formen sind vielleicht die mit Ausschütteröhren versehenen Antheren von Vaccinium, die der Pollenentleerung durch Poren durch Schütteln der Antheren wohl am meisten angepafst sind, denen vielleicht die Pirolaarten anzuschliefsen wären. Nun sind aber einige Formen wieder zurückgekehrt zur Bildung von Längsspalten durch ungleiche Kontraktion einer aktiven Zellschicht beim Austrocknen; diese haben dann statt des verlorenen Endothecium ein Exothecium neu erworben, nur lokal wie Arbutus, in ganzer Länge der Anthere wie Loiseleuria und die Epakridaceen. Jedenfalls spricht die Mannigfaltigkeit der Formen und der Art und Weise der Entstehung der Öffnungen der Antheren für eine grofse Plastizität und Entwickelungsfähigkeit der auch sonst so hoch differen-

zierten Familie der Erikaceen in Bezug auf den Bau der Mikrosporangien.

---

Unter den zahlreichen Arbeiten der letzten Jahre, durch die die Vorgänge in den Samenanlagen vor und nach der Befruchtung für so viele Familien festgestellt worden sind, ist keine, die die Erikaceen in dieser Hinsicht berücksichtigt hätte. Von älteren Arbeiten sind die von Hofmeister und Vesque zu nennen, in denen unter anderen auch die Samenanlagen dieser Familie behandelt werden.

Und doch liefsen sich gerade in Bezug auf die Samenentwickelung interessante Verhältnisse bei den Erikaceen im Hinblick auf die bei anderen Familien der Sympetalen gewonnenen Resultate erwarten, wenn anders die Erikaceen echte Sympetalen waren. Ich habe deshalb versucht, die Entwickelung der Samenanlagen der Erikaceen zur Befruchtungsreife und zu Samen in grofsen Zügen festzustellen.

Die Samenanlagen der Erikaceen zeigen auf den Stadien ihrer Ausbildung bis zur Befruchtung ein Verhalten, wie es für die Entwickelung dieser Organe bei den Sympetalen typisch ist: ein dünn bleibender Nucellus wird allmählich von einem einzigen, sich stark entwickelnden Integument umhüllt. Die Archesporzelle teilt sich in vier potentielle Embryosäcke, von denen der hinterste heranwachsend die drei andern zerdrückt. Gleichzeitig wird das wenige Nucellargewebe um den Embryosack von diesem aufgezehrt und er grenzt nun an die als Epithel ausgebildete innerste Integumentschicht. Alsdann finden die normalen Kernteilungen statt.

Der Embryosack bleibt entweder bis zur völligen Ausbildung aller Kerne von dem Epithel in seiner ganzen Länge eingefafst und verlängert sich erst nachher sich erweiternd nach der Mikropyle zu; oder aber er hat schon während der letzten Kernteilungen begonnen, nach vorn unter Zerdrückung der angrenzenden Zellen auszuwachsen und so schon vor der Befruchtung ein kleines Haustorium zu bilden. Man findet nämlich, namentlich in den sehr kräftigen Samenanlagen, wie sie u. a. Arbutus, Vaccinium, Macleania besitzen, in der Chalaza und in der Mikropylarregion Gewebepartien, die sich durch ihren Inhaltsreichtum, ihre starke Färbbarkeit infolge eigentümlicher Beschaffenheit der Zellwände, sowie dadurch als Nährgewebe charakterisieren, dafs sie von dem Embryosack, der in sie hineinwächst, während der Ausbildung des Embryo und der Anfüllung der Endospermzellen mit Reservestoffen aufgezehrt werden.

In diesen sehr kräftigen Samenanlagen werden also nach der

Befruchtung zwei grofse Haustorien gebildet, das eine nach der Mikropyle zu durch Erweiterung und Vergröfserung der vor der Befruchtung gebildeten Ausbauchung des Embryosackes, ein ebenso grofses nach der Chalaza hin. Beide sind, wenn ich auch ihre Entstehung nicht auf allen Stadien verfolgt habe, doch als mehrkernige Endospermhaustorien zu betrachten, da die Synergiden zugrunde gehen und die Antipoden schon sehr früh nur mehr als bräunliche Stücke mit undeutlichen Kernen auffindbar sind. In reifen Samen (Fig. 80) sind beide Haustorien leer, aber in ihrer ganzen Ausdehnung mit dicken, gebräunten Wänden erhalten. Vom Epithel bleiben an beiden Enden die äufsersten Zellen erhalten; diese bilden zwei Einschnürungen, die den eigentlichen, mit Endosperm erfüllten Embryosack von den beiden Haustorien trennen. Die engen Öffnungen zum Durchtritt der Haustorien werden schliefslich durch bräunliche, aus Endospermzellen entstehende Pfropfen verschlossen.

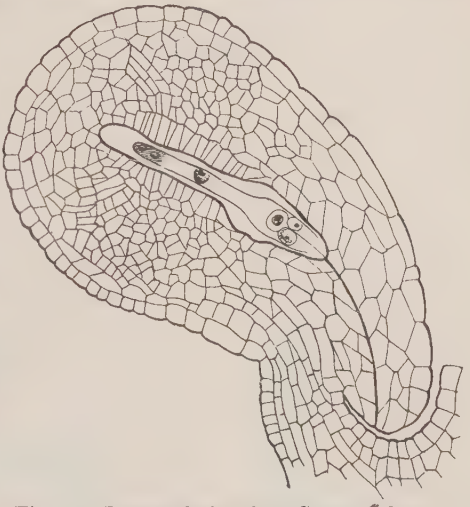

Fig. 79: Längsschnitt einer Samenanlage von Arbutus Unedo.

Bei Calluna, die ich am eingehendsten untersucht habe, sind die Samenanlagen schwächer als bei Arbutus und Vaccinium. Der Embryosack beginnt bei Calluna schon, wenn er erst vier Kerne enthält, nach der Mikropyle zu auszuwachsen und sich unter Verdrängung der angrenzenden Zellen bauchig zu erweitern. Sind dann Ei, Synergiden und die übrigen Kerne fertig ausgebildet, so beginnt auch nach der Chalaza zu eine Ausbauchung des Embryosacks sich zu bilden, in die der hinterste Antipodenkern einwandert. Zur Zeit der Befruchtungsreife finden wir den Eiapparat im vordersten Teil der Mikropylarerweiterung, die beiden

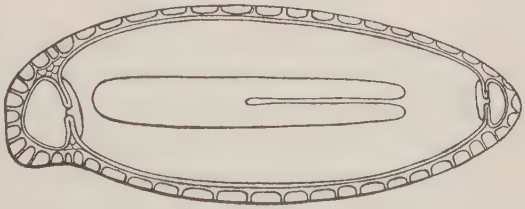

Fig. 80: Längsschnitt (schematisiert) eines Samens von Arbutus Unedo.

Polkerne vor der Einschnürung des Embryosacks durch das Epithel liegend und die Antipoden merkwürdig verändert. Sie liegen als undeutliche Kerne in zwei dunklen, stark färbbaren Massen, die durch deutliche Wände vom übrigen Embryosack abgegrenzt sind. Das hintere, die Ausbauchung zur Hälfte erfüllende Stück enthält einen Kern, das vordere reicht, mit zwei Kernen, sich anschliefsend bis in die Nähe der Polkerne (Fig. 81).

Fig. 81.

Fig. 82.

Fig. 81: Längsschnitt einer Samenanlage von Calluna vulgaris.
Fig. 82: Längsschnitt durch das Haustorium eines fast reifen Samens von Calluna vulgaris.

Nach der Befruchtung findet man die ganze Samenanlage stark herangewachsen; die vordere Ausbauchung beginnt sich zu vergröfsern gewissermafsen unter der Leitung zweier Endospermkerne, die nach vorn gewandert sind. Die Synergiden werden desorganisiert und sind lange noch als gelbliche Masse sichtbar, in der nur mit Mühe zwei Teile zu erkennen sind. Diesen Synergidenresten sitzt der lange Embryoträger auf, der das Haustorium in seiner ganzen Ausdehnung durchsetzend den Embryo durch die Einschnürung des Embryosacks durch das Epithel hindurch in das Endosperm hineinschiebt. Die Integumentzellen sind herangewachsen, die Antipoden sind mit ihrem Haustorium nach hinten verschoben worden; die äufsersten angrenzenden Endospermzellen sind in das zweikernige Stück deutlich vorge-

wölbt. In der Umgebung der Antipoden sind Integumentzellen in der Auflösung begriffen.

Auf noch älteren Stadien, wenn schon der Embryo als vielzelliger Körper im Endosperm sichtbar ist, ist dann auch das Mikropylarhaustorium aufserordentlich herangewachsen. Es hat alle Zellen des Integuments und des Funikulus bis auf die äufsersten aufgezehrt und dringt nun, indem die Mikropyle weit geöffnet erscheint, mit dicker, beinahe schleimig erscheinender Membran in die dem Ansatz des Funikulus benachbarten Zellen der Placenta ein. In ihm liegen die beiden Endospermkerne nahe beieinander und durch keine Zellwand getrennt inmitten gröfserer Ansammlungen von Protoplasma, von denen ein zierliches Gerüst von feinen Fäden nach allen Seiten ausstrahlt (Fig. 82).

Im reifen Samen (Fig. 83) ist das Antipodenhaustorium nur noch als bräunliche Emporwölbung über den Endospermkörper, von dem es deutlich abgegrenzt ist, wahrnehmbar. Das Mikropylarhaustorium bleibt, leicht zusammengeschrumpft, zwischen den eine weite Öffnung umschliefsenden und neben dem Haustorium vorspringenden Integument- und Funikuluszellen erhalten; in seinem Innern enthält es ein dem früheren protoplasmatischen Netz entsprechendes Cellulosegerüst. Die zwischen den den Embryosack vom Mikropylenhaustorium abschnürenden persistierenden Epithelzellwänden zum Durchtritt des Haustoriums verbliebene Öffnung wird auch bei Calluna durch einen gelblichen Pfropfen verschlossen, der aus Endospermzellen entsteht. Vielleicht hat an seiner Bildung auch der Embryoträger Anteil. In der Nähe beider Haustorien zeigen die Endospermzellen etwas abweichendes Aussehen, indem sie sich stärker färben lassen und undeutliche Kerne besitzen.

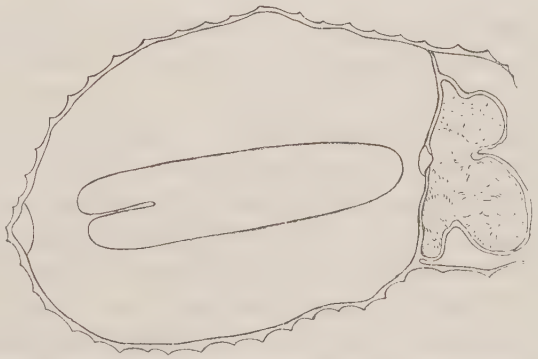

Fig. 83: Längsschnitt (schematisiert) durch einen Samen von Calluna vulgaris.

Bei der Keimung scheint das Mikropylarhaustorium keine Rolle zu spielen. In vielen Fällen ist es am reifen Samen nicht mehr vorhanden. Der Embryo zeigt ganz kurze Kotyledonen, die bei der Keimung an die Oberfläche gebracht werden und ergrünen.

Ein ähnliches Verhalten bei der Samenentwickelung läfst sich wohl auch von den Embryosäcken von Erica und Bruckenthalia erwarten. Wenigstens sind die Antipoden bei Erica carnea u. a. Ericaarten, sowie bei Bruckenthalia spiculiflora (Fig. 84) denen von Calluna ähnlich, indem sie stark färbbar, grofs und deutlich abgegrenzt sind; ihre Kerne sind ebenfalls von ihrer Umgebung nur wenig unterschieden; die Antipoden nehmen aber keinen so grofsen Raum im Embryosack ein wie bei Calluna. Das Mikropylarhaustorium entwickelt sich indessen nicht zu solcher Mächtigkeit wie bei Calluna, denn im reifen Samen ist es in einer dem Mikropylarhaustorium von Arbutus entsprechenden Gröfse ausgebildet. Dagegen ist das am Antipodenende des Embryosacks gebildete Haustorium in ähnlicher Weise wie bei Calluna entwickelt im Samen erhalten.

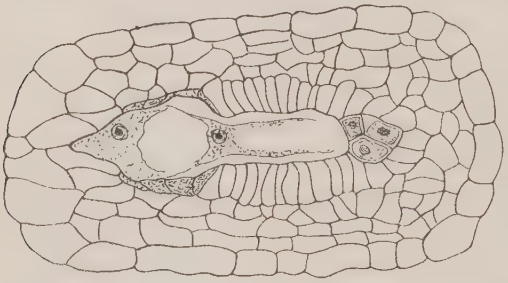

Fig. 84: Längsschnitt einer Samenanlage von Bruckenthalia spiculiflora.

Die Samenanlagen in dem aus drei Fruchtblättern aufgebauten Fruchtknoten von Clethra haben einen den Samenanlagen der Erikaceen entsprechenden Bau. Die Samen zeigen die Reste zweier Haustorien und sind während ihrer Entwickelung der Placenta eingebettet. Vor der Öffnung der loculiciden Kapsel vertrocknet die Placenta.

Auch die Samenanlagen von Epacris, sehr zahlreich in einem Fruchtknoten, zeigen grofse Ähnlichkeit in ihrem Bau mit denen der Erikaceen. Der Embryosack wird von einem deutlichen Epithel eingefafst; er erweitert sich nach vorn zu einem Haustorium, das nach der Befruchtung jedenfalls noch vergröfsert wird, da in der Mikropylarregion ebenso wie in der Chalaza ein stark färbbares Nährgewebe ausgebildet ist.

Bei Styphelia befindet sich in jedem Fruchtknotenfach — die Zahl der Fächer wechselt zwischen zwei und fünf — eine hängend anatrop epitrope Samenanlage. Diese zeigt ein Epithel um den Embryosack, sowie ein deutliches Nährgewebe in der Chalaza, dessen Ausnutzung schon vor der Befruchtung beginnt. Nach der Mikropyle und dem Funikulus zu wird auch ein namentlich nach der Befruchtung zu einer an vielen Stellen stark ausgebuchteten Blase heranwachsen-

des Haustorium gebildet, das von einem protoplasmatischen Netz erfüllt ist. Reife Samen standen mir leider nicht zur Verfügung, so dafs ich die schliefslichen Schicksale der Haustorien nicht feststellen konnte.

Die Samenanlagen der Pirolaarten endlich zeigen wie die von Monotropa eine reduzierte Gestalt. Ihr normal gebauter Embryosack ist von einem zweischichtigen Integument bedeckt. Bei der Ähnlichkeit der Samenanlagen liegt die Vermutung nahe, dafs die Samenentwickelung von Pirola ebenso verläuft wie bei Monotropa hypopitys, für welche ja die schönen Untersuchungen Kochs über diesen Gegenstand vorliegen. Eine Andeutung von Haustorienbildung könnte man vielleicht in den reduzierten Samenanlagen von Monotropa finden in den steril, d. h. von Endosperm frei bleibenden Teilen des Embryosacks nach der Mikropyle und der Chalaza hin, wenn auch in diesen schmächtigen Samenanlagen von der Anhäufung von Nährmaterial in besonderen Geweben nicht die Rede sein kann.

Was die Samenentwickelung der Erikaceen im allgemeinen anbelangt, so sind namentlich für die Tetracyclicae hauptsächlich durch die Arbeiten von Balicka-Iwanowska (Flora 86. Bd.), Billings (Flora 88. Bd.) und Goldflufs (Journal de Botanique 12. Bd.) sehr mannigfaltige Verhältnisse in Bezug auf Haustorienbildung bei der Samenentwickelung nachgewiesen worden. Dabei hat sich aber für die Primulaceen durch Billings' Untersuchungen herausgestellt, dafs bei ihnen die Bildung des Embryos und des Endosperms ohne die Mitwirkung von Haustorien verläuft. Für dieses Verhalten der Primulaceen ist eine Erklärung zunächst nicht möglich. Im Gegensatz zu ihnen haben aber die Erikaceen trotz der durch das Vorhandensein zweier vollständiger Staubblattkreise und die Isomerie des Fruchtknotens dokumentierten primitiven Verhältnisse im Blütenbau durch das in den ausgeführten Untersuchungen zutage getretene Verhalten in Bezug auf Samenentwickelung als echte Sympetalen erwiesen.

## Lebenslauf.

Am 13. November 1879 bin ich als Sohn des Bijouteriefabrikanten Carl Artopoeus zu Pforzheim in Baden geboren. Mein Vater starb am 11. Januar 1886; der Wohnsitz meiner Mutter, Marie Artopoeus geb. Roller, ist Pforzheim. Ich bin evangelischer Konfession.

Nach neunjährigem Besuch des Gymnasiums meiner Vaterstadt studierte ich drei Semester an der Ruprecht-Karls-Universität zu Heidelberg Naturwissenschaften (W.-S. 1898/99 bis W.-S. 1899/1900). Seit dem Sommersemester 1900 setzte ich meine Studien an der Ludwig-Maximilians-Universität zu München fort und beschäftigte mich seit dem S.-S. 1901 hauptsächlich mit Botanik. Vom 1. Februar 1902 bis 1. März 1903 war ich Assistent am Kgl. pflanzenphysiologischen Institut zu München.

Während meiner Studienzeit habe ich die Vorlesungen folgender Herren Dozenten gehört:

Pfitzer, Goebel, Giesenhagen, Bütschli, Maurer, Haller, Klaatsch, Ewald, von Voit, von Zittel, Pompecki, Rosenbusch, von Groth, Quincke, Röntgen, Curtius, von Baeyer, Königsberger, Lindemann, Döhlemann, Fischer, Güttler; an praktischen Übungen habe ich teilgenommen unter Leitung der Herren Dozenten:

Goebel, Schuberg, Dittrich, von Baeyer, Röntgen.